

動物における配偶者選択研究の動向

The Current Study of Sexual Selection in Animals

小 林 麻衣子

Maiko KOBAYASHI

(日本女子大学大学院人間社会研究科 心理学専攻博士課程後期)

要 約

動物における配偶者選択の研究は Darwin の時代からなされており、昆虫からヒトまで多くの種で観察されている。また、それぞれの生態に則った進化を遂げており、その機構は複雑バランスをもって構成されている。たとえば、同種であっても生息地が異なれば配偶者選択の機構は変わってくる。その原因は配偶者選択が採食、雌雄のバランス、外敵の数、その他たくさんの要因により影響をうけ、新たな適応的な形質や行動発現する淘汰の一部だからである。本稿では昆虫から、哺乳類、ヒトまでの広い種における配偶者選択研究を対象として、比較検討をすることで、現状の矛盾点や課題などを示すことを目的とする。

[Abstract]

Since Darwin, a great deal of effort has been directed to sexual selection study. Many scientists wrestle with the problems through several scientific approaches from insects to mammals. Ecology also has had an impact on evolution. The mechanism is composed of complicated balances. As an example of the animals of the same species, differences of their habitat have led to changes in the mechanism. The reasons of that is affected by several factors (e.g. feeding, male-female balance and the number of their enemy) and they acquire new adaptive behaviors and characteristics, as it were, a part of the selection. I would like to conduct comparative examination of from insects to human to present issues and conflicts.

はじめに

“配偶者選択”とは“どのようにして繁殖相手を見つけるか”に関して競争が起こる、さらに繁殖を巡る競争の在り方には同種であっても雌雄で異なる可能性があるとされている(長谷川, 2005)。なぜ配偶者選択が働くのか。その疑問に対し、1880年代に Darwin は進化と淘汰の理論をもって配偶者選択を説明した。淘汰とはいわば、個体が生存するために働く力であり、環境への適応力や進化の方向性が生存に強い影響を与えてきた。時代は進み、1970年代になると、Trivers が投資理論を提唱する。雌雄は子どもに対する投資量(時間の投資、親の資源の投資など)が異なる場合があり、その違いが配偶者選択に大きな影響を与え、一般的には投資量が大きな性がもう一方の性をえり好みし選択権をもつ。Darwin は配偶者選択の起こる原因をのべ、約100年後、Trivers はその原理を論理的に説明した。そして現在、理論で述べられていた大まかな予測と最新の技術を用いた研究結果は比較され、配偶者選択の実態はより詳細に述べられている。

しかし一方で論理的に予測されていた事象とは異なる研究結果も発表されており、現象を説明すべく新しい知見も集まりつつある。具体的な例を上げると、DNA-typing法と行動観察の比較が確立されたことは繁殖戦略の研究に大きな衝撃を与えることとなった。特に鳥類や霊長類の研究では前者ではつがいでの一夫一妻制による婚姻関係、後者では社会的高順位個体の交尾の独占と考えられていたが、DNA-typing法は子の父親を明確に示すことになった。そして、鳥類のメスはつがいの夫以外のオスとの子を育てている場合やつがい外交尾の割合が70%で確認されている。同様に、霊長類では高順位個体の子の父ではないケースが数多く報告された。

Darwinは1856年に自然淘汰による進化の考えを提唱した。その考えは大まかに3点から成り立つ。第1に親から生まれる子どもには親とは良く似ているものの、同時に親との違いを持つ。第2に違いの中には個体間の生存率を変動させる要因がある。第3に生き残る個体数よりも多くの子が生まれることから、生存に関する競争が働く。この競争は、動物が生活する環境の様々な側面において、淘汰圧がかかり行動の進化が起これと考えられている。一般的に環境要因を考慮すると、その動物が手にできる水、食糧、生活環境の気温や降水量が彼らの身体を作り、進化してきたと考えられる。

生殖生物学者は長年にわたり、メスは一個体のオスとしか交尾をしないに違いないと仮定してきた。しかし、今やそれは明らかに間違いであることが分かっている。ほとんどの種においてメスは乱交をし、日常的に何個体かのオスと交尾をしているのが明らかになったのはごく最近のことだが、このことは進化的な意味においてすべての生物は利己的であるという認識と相まって、繁殖についての知見に革命をもたらした。

配偶者に対して不義を働くこと、つまりほかのオスと交尾し、子を残すことは多くの種において観察された。具体的には、ヒラムシ、カレイ、ミツバチ、サルからヒトに至るまで動物界の広範囲にわたっている。進化の推進力としての精子競争は我々自身を含む生物についてそれまで説明できていなかったことを理解する助けになった(T. Birkhead, 2000)。最新の研究を記述する前に、Darwinから始まる科学的な生殖生物学の発展をまとめる必要があるだろう。

配偶者選択の概念

Darwinは雌雄の形質の違いに着目し、性淘汰によって多くの子孫を残すまで生き延びる個体を選択されるとのべた。生き延びるうえで明らかに不利な形質や行動はいかにして淘汰によって進化したのだろうか。具体的には、オスのクジャクの自然界では目立ちすぎる羽を維持するためには多大な投資が必要となるであろう、なぜなら目立つことはすなわち捕食者から視認の危険性を増大させることと直結してしまう。雌雄を区別する差、いわゆる性的二型と呼ばれる形態的な差異、行動的な特徴がメスをめぐるオス間の競争によるものであることは明確であった。それにもかかわらず、派手な羽や肉垂といったオスの多くの特徴はオスの闘争能力とは関係がないと考えていた。このような特徴の説明として、彼はメスがある種の審美眼を持ち、魅力的なオスと交尾しようとするのだと考えた。しかし、なぜそのような働きがあるのかについてはわからなかった。

このように、配偶者選択は1.オス間の競争 2.メスによる選択の二つの要素をもつ(Darwin, 1901)。配偶者選択の理論は、性淘汰理論の一部であるにも関わらず、1930年代まで進化生物学

者に認められなかった。彼の理論は雌雄間の競争はメスを得るためであり、それが働くのは個体が配偶者を得るという点においてのみであると仮定されていた。メスの選択は誰とペアを形成するか、あるいは交尾するかという意思決定にかかわるものである。Darwinの見解では、配偶者を得てしまえばそれで配偶者選択は完了するとされていた。

交尾前の配偶者選択は、オスがメスをめぐり争い、メスがその中からオスを選択する。同様に、交尾後にも配偶者選択は起きており、メスの卵子を受精させようとする複数のオスの精子間での競争(精子競争)と、メスによる複数の精子の中からの選択(精子選択)からなるものである。これらは定義上、メスは繁殖周期のあいだに複数のオスから精子を受け取った場合にもみおこるとされているものだ(T. Birkhead, 2000)。

繁殖成功度という考え方

Triversは様々な種の詳細な行動観察をもつてして、投資理論を構築した。1972年の論文では子への親の貢献度と繁殖成功度の数学的な分析がされている。繁殖成功度とは個体にかかるコストが少なくかつ多くの子孫を残せた場合を繁殖成功度が高いと定義づけられる。そして、彼はなぜある個体は他の個体よりもはるかに多くの子孫を残すのかという疑問に対し、繁殖成功度が最高の個体を最低の個体の差が大きければ大きいほど配偶者選択の力が強く働くと考えた。

基本的な考え方として、それぞれの性が子孫を作り出し養育することにかかる努力の総量、いわば子への親の貢献度が高い性が配偶者選択の強さを決定しているのである。どちらの性であれ、子どもの養育により少なく投資し、かつ子どもの生存が保たれたほうが最高の繁殖成功を達成することを示した(Trivers, 1972)。例えば、配偶子がもう一方の性の配偶子よりも圧倒的に数が少ない場合、子育てにかかる時間的、エネルギー的な労力が多い場合、子育てに伴い自身が外敵に脅かされる危険性が増大する場合は投資量が多い性といえるだろう。Triversはオスとメスによる親の投資は種によってその相対量が異なっており、その違いが両性の外見上の違いと一致していることを指摘した。貢献度が高い性は異性を選択する権利をもつ。最大の投資をする方の性がもう一方の性にとっての制限要因になっており、もう一方の性はまだ配偶可能な相手をめぐってさらに猛烈に争う必要がある。

これにより、少数の受容可能なメスをめぐってオス間の競争は激化し、メスはどのオスと交尾をするか選ぶようになる。その結果、全てのメスは精液を受け取り子どもをもうけるが、オスの繁殖成功度は個体により異なってしまう。一部のオスが交尾を独占し、ほかのオスは全く子孫を残すことができないという現象もおこりうる。オス間の競争と、メスによる選択という2つの要因により、闘争能力が高く、メスに好まれる外見をしたオスが選択されるということになる。長谷川はクジャクを例に具体的に原理を述べている。オスとメスが同数いるクジャクの集団を仮定する。オスとメスの羽飾りと行動は彼らの投資パターンと同じくらい異なっており、オスのクジャクは数百万個の精子を提供するだけで、あとは何もしない。しかしメスのクジャクは栄養に富んだ卵を産み、温め、雛がふ化した後も数週間にわたって世話をする、メスは一度精液を受け取るともう交尾はしない。メスはオスがディスプレイをしている場所を去り、子どもを育てるための場所を探す。対照的にオスのクジャクはあるメスに精子を提供した後も、さらなるメスを探し、数分も立たずに同じことを繰り返そうとする。オスは子育てにかかわらないため、繁殖期間はずっと

とメスを採してさまようことになる。そして、性的に活発なオスの数は性的に受容的な繁殖期のメスの数を常に上回る(長谷川, 2005)。

昆虫の配偶者選択、精子間競争と繁殖成功度について

現在に至る生殖生物学的な研究が広く受け入れられるようになるため、詳細な観察や実験が行われたのは昆虫が始まりであった。

ミバエについての研究によると、ミバエの繁殖成功度を測るために目の色の違いを遺伝子マーカーに用い、父子判定と行動観察を実施した。オスは交尾するメスの数が多ければ多いほど繁殖成功度が上昇した一方で、メスは一度の交尾で十分に繁殖成功度を得たのだった(Bateman, 1948)。

フンバエは複数のオスとかわるがわる交尾をすることをParkerは発見した。この行動は精子間競争と呼ばれ、あるメスの卵子の受精をめぐる異なるオスの精液どうしの競争と定義し、進化における重要性をのべた(Eberhard, 1996; Parker, 1974; Simmons, 2001)。Darwinは配偶者の獲得への競争に焦点を当てたが、Parkerが注目したのは受精の獲得のための競争であった。受精の直前まで、配偶者選択は継続していると考察した。Parkerはもしメスが1個体以上のオスと交尾するなら、配偶者選択によって選ばれるのはほとんどの卵子を受精させたオスだろう。オスがこの受精戦争に勝つためには、より多くの精子を注入する、あるいはより速く泳ぐ精子やライバルの精子を不能にするような精子を持つという手段が考えられる。

配偶者選択は、先に他のオスに精子を注入されたメスを受精させるのに成功させることと、自分が精液を注入したメスをほかのオスによる受精から防ぐオスに対しても働くと考えられる。複数のメスと交尾をすると、多くの子孫を残せる可能性が増加するだろう。しかし、配偶相手を寝取られることの損失も大きくなり、もし、自身の子ではない子育てを行うことになった場合、かなりの時間とエネルギーの損失となってしまう。

オスの精子競争が激化した結果、オスの繁殖成功度を高めるような特徴が進化する。例えば、オスがより多量の射精を行う、メスの不貞を防ぐ行動をとるようになる。子の父親であることをより確実にするようなオスが淘汰において有利になる。そのような行動が配偶者選択にとって有利になると、また他の、その戦略を出し抜くような別の方法を見つけたオスが選択されるようになり、行動や生態の進化が起きているのだろう。

ペア外交尾について

オスは積極的で、放浪癖があり、配偶相手を求めてエネルギーを浪費する。メスは消極的で定住性があり、配偶相手を待ってエネルギーを節約する。オスにとっては性交が重要であるが、メスにとってはその結果である。この考え方は、Darwin以来、1980年代まで影響を与え続けた。精子競争の考え方が発展したにも関わらず、多くの研究対象が昆虫であり、ヒトや哺乳類とはかけ離れているため、昆虫の動機がどのように成り立っているのか考えることをしなかったのだ(T. Birkhead, 2000)。このような状態に大きな変化をもたらしたのは、鳥類の精子競争の調査が開始されたことであった。メスはしばしば積極的に、複数の配偶者を採していることが明らかになった。メスの視点から見た行動生態学への関心が増大したのは、フェミニズム運動の働きもあっ

たとえられる。

1985年、DNA-typing法が確立され、特定の個体を父親と判定できるようになった。生物学者は個体間の父子関係を詳しく知るために多くの種のサンプリングをし、研究実績が積み上げられてきた。カタツムリ、ミツバチ、ダニ、クモ、カエル、トカゲ、ヘビ、哺乳類において、複数のオスが父親である場合が示され、メスが同時に複数のオスと交尾するという行動観察を裏付ける結果となった。例えば、一夫一妻制の鳥類におけるペア外の子どもは、種の70%ほどでみられるということ、ペア外の交尾によって子どもの父親になる割合は0から76%にのぼり、種間でのばらつきが大きいことが示された(TR. Birkhead & Møller, 1998)。ペア外交尾により、オスは一切の子育てをしないこととなり、自身の妻も寝取られる危険性が増す。しかし、いくつかの研究は、ペア外受精を確保したオスは自身の妻との子を残しているという結果を得ている。いわば、ペア外交尾は魅力的なオスの繁殖成功度を増加させ、魅力的ではないオスの成功度を減少させることが明らかとなった。ペア外交尾は結果として、集団内のオスの繁殖成功度のばらつきを増大させてしまう。この個体による差は、いわば淘汰の材料となっており、進化の原動力となっているのだろう(TR. Birkhead & Møller, 1998)。

性的二型が大きな種ほど、ペア外の不貞が多いことが明らかになっている。例えば、ツバメのオスはメスよりも尾羽が長い。このようなメスよりも派手な羽は繁殖成功度を上昇させ、淘汰によって選択され続けることとなる(Møller & Birkhead, 1994)。鳥の雌雄の違いに関していえば、精子競争を介した配偶者選択がその原因になっていると考えられる。

オスの行動的適応

前述のペア外の不貞が増加するにつれ、オスも行動的な進化に迫られることとなった。オスが子どもの父親であることを確実にするために、オスは配偶者防衛を始めたのであった。配偶者防衛には二つの精子競争への適応行動が見受けられる。まずは他のメスと交尾をすることを阻止することである。メスが受精可能な時期を通してその近くで他のオスを排除すれば、おのずと自らが父である可能性は高まるであろう。もう一つは、メスと頻繁に交尾をすることである。なぜならば、ほかのどのオスよりも多く配偶者のメスに精子を送り込めば、そのオスが父親になる可能性は最大になる。どちらの方法もメスが受精する時期、いわば排卵期にのみ監視、もしくは頻繁な交尾をすればよい。キイロフンバエのオスの防衛は射精直後から卵が受精するまでの短期間に限られる。交尾は約40分間続き、その後メスが産卵する20分間、オスはメスの背に乗りメスを監視し続ける。キイロフンバエに関していえば、最後にメスと交尾したオスの精子が最も有利であるという特徴を持つ(Parker, 1974)。一方で、最初のオスが受精させる機会が高い淡水エビにおいては、メスが交尾の準備が整うまでの数日間、配偶者を補足しておく(Jormalainen, 1998)。

どちらの方策をとるのが最善かはその種の採食能力や交尾にかかる時間に依存する。例えば、同じマカクに属するニホンザルとカニクイザルでは交尾の様式が大きく異なる。ニホンザルはマウンティングを30秒ごとに数回から数十回繰り返し、最終的に約9分かけて射精へと至る。一方で、カニクイザルは、メスにマウンティングするや否や射精に至る。チンパンジーもカニクイザル同様に交尾の終了までに10秒とかからない種である。榎本は、チンパンジーの射精効率が高い理由は交尾の間外敵に襲われる危険性が高いためではなく、決まった配偶者がおらず、同時期

に複数等のメスと交尾する必要があるからだとしている。射精効率が良いオスほど、交尾回数が多く、結果として多くの子孫を残すために淘汰が起こった結果としている(榎本, 1998)。加えて、睪丸のサイズも精子の生成率の優れた予測変数になる。チンパンジーは体における睪丸の相対的サイズが大きく、その原因がより多くの精子を生成する必要がある、メスの交尾行動の乱交性に起因していると考えられている。哺乳類、鳥類だけではなく、チョウ、魚類、トカゲにおいても激しい精子競争にさらされている種ほど、体のサイズと比較して睪丸のサイズも大きくなる(T. Birkhead, 2000)。

一夫一妻制の生物

鳥類が生涯一夫一妻制であることは否定され、様々な研究者が一夫一妻制の生物を探した。ラセンウジバエ(TR. Birkhead, 1998)、タツノオトシゴ、ヨウジウオ(Jones & Avise, 1997; Jones, Kvarnemo, Moore, Simmons, & Avise, 1998)野生のカリフォルニアシロマウス、ハクチョウが生涯一夫一妻制を貫く。このような種は雌雄の性的二型が少なく、体の大きさにも差が少なく、オスによる子どもの世話が子の生存にとって極めて重要な役割を果たすことが明らかになっている。マントヒヒは特殊な例である。彼らは性的な一雄多雌のグループを作るが、行動観察でメスは特定のオスとのみ交尾をするといわれてきた。鳥類の例もあり、調査をしてみると、メスは事実、配偶者とししか交尾をせず子を成していなかった(Kummer, 1997)。

交尾前のメスの選択

多くの種においてメスが配偶者選択の選択権を持つことは論理的にも明らかであり、もちろん繁殖成功への十分な証拠も存在する(Anderson, 1994; Petrie & Williams, 1993)。何度も述べているように、鳥類では派手なオス、歌のうまいオスがメスから選択されている。爬虫類の研究でも大きな個体がメスに選択される、カエルでは求婚の歌が上手な個体がメスから選択されるようだ。一方で我々に最も近縁な霊長類はどうだろうか。霊長類の社会構造研究を考えると、順位は、攻撃性や社会的接触における優勢同様に、食物獲得、水資源および配偶者やグルーミング相手の優先権を持つことを示す。いわば高順位オス個体は他のオスよりも交尾に関するアドバンテージを持つということだ。フサオマキザル、ベニガオザル(Bauers & Hearn, 1994)、野生のベルベットモンキー(Keddy, 1986)やハイネズミキツネザルでオスの順位と交尾の独占が報告されている。また、Dixon and Martin (2013)はサルや類人猿における放飼場と飼育環境下で行われたオスの順位と交尾の成功に関して正相関を見出した。Dixonは圧倒的多数の種において複雄複雌の群れを形成することは明らかであり、群れ内に複数のオスが存在することから、彼らの順位関係の測定が求められる。一夫多妻の種においては、一般的にオスが1頭でメス達の群れを守り、群れを守る間は交尾に有利であると考察した。マンドリルの研究より、群れの中で“顕著で例外的な最上位個体”は年1度の繁殖期において全ての性成熟したメスと交尾を行っており、全射精回数の70%は彼が占めていた。彼は他のオスよりも突出して優れた繁殖成功を残した。さらに、DNA-typing研究よりその群で生まれた子の父である事も認められた(Dixon & Martin, 2013)。メスのオランウータンはフリンジの発達したオスに魅力を感じるようで、小さく群れに属さない放浪中のオスの交尾の誘いは拒絶する(Mitani, 1985)。

霊長類の最新の研究では、少なくとも一部の種ではメスが複数のオスと交尾する事が明らかである (Kappeler, 1997)。ほとんどのガラゴ、スレンダーロリス (Nekaris & Bearder, 2007)、ドワーフキツネザル (Kappeler, 1997)、ハイネズミキツネザルにおいても複雄複雌の社会システムをもつ事が明らかである。これら種ではオスの交尾成功と順位は何の役割も果たしていない。メスは複数のオスと交尾し、メスの生殖器内で精子間競争が起こっている可能性がある。

交尾後のメスの選択

昆虫から鳥類、哺乳類まで数多くの種が複数のオスと交尾をすることが示された。霊長類ではマントヒヒの行動研究より、メスが高順位オスの警戒の目を盗み、岩陰に隠れて追従オス (下位) にグルーミングおよび交尾を行うために、メスはとても注意深い策略を用いることが分かっている (Zinner, Krebs, Schrod, & Kaumanns, 2006)。ボノボにおける一部の高順位オスの交尾成功を高めるということは必ずしも繁殖成功を約束するものではない。Gerloff, Hartung, Fruth, Hohmann, and Tautz (1999) は DNA-typing 研究により、放飼場のボノボにおける高順位オスは、おおよそ高順位メスの息子であり、高い繁殖成功を持つ事を報告した。しかしオス間の順位の違いは明らかにされず、直線的ではなかった。Gerloff らは3頭のオスをカテゴリ 1 (高順位) とし、他の3頭のオスをカテゴリ 2 (低順位) とした。DNA-typing 研究により、カテゴリ 1 の2頭のオスはほとんどの子の父である事が分かったが、カテゴリ 2 の3頭のオスも少なくとも1頭の子を残していた。カテゴリ 1 の1頭のオスの子は生まれなかった。この結果から繁殖成功においてオスの順位ただ一つが影響するというよりも、複数の配偶者の存在、精子間競争が働く交尾システムから成り立っている可能性が示唆される (Dixson & Martin, 2013)。また、メスの巧妙な戦略として、メスの選択とオスの監視行動の同時にかかるため、メスは月経周期における非排卵期に下位のオスと交尾を行い、排卵期には最も高順位のオスと交尾を行う。このような月経周期に依存する選好の変化は、人間における異性への選好研究でも明らかになっており、たくさんのオスから親による投資を引き出すメスの戦略ともとれるだろう (Penn, 2002)。

親による投資に関して言及すると、哺乳類の中でも最も子育てに勢力を費やしている種はサルといっても過言ではない。ウマやウシなど捕食動物では、母体で十分に成長してから生まれ、その後の成長も早い。例えばウシは生まれた時から目が開き、ものの1時間で立つことができる。そして、わずか3歳で体重が約1トンの大人へと成長する。ひ弱で逃げあしの遅い子どもは捕食者に狙われやすいため、そのような時期は極力短縮した生態である。一方で、捕食者であるライオンやトラは赤ちゃんが未熟な状態で生まれ、出生後の成長もゆっくりとしている。このような種とは異なり、サルは木の上で生活をしているために、捕食者がとても少なく、そのためか子どもが成熟するまで時間がかかる (榎本, 1998)。Trivers の投資理論に当てはめれば、育児に多大な時間を要し、加えてメスが一人で育児をする霊長類は、強力なメスの配偶者選択が働くことが疑う余地がない。Trivers は鳥類のつがい外交尾の観察からこのような現象を想定しており、いわばメスに選択されないオスは他のオスよりもメスに投資することにより、メスとの交尾という利益を享受する可能性があると考えられる。ハゴロモカラスではペア外交尾をしたメスの捕食者からの損失が少ないことが明らかになっている (Gray, 1997)。また、アデリーペンギンのメスもペア外の交尾による報酬を受け取ることで知られている (Hunter & Davis, 1998)。霊長類でいう

と、オスからメスへの毛づくろい行動や外敵からの保護、ボノボで観察されているエサの分配がそれにあたるのではないかと考えられる(de Waal, 1995)。

これまで述べてきたのはメスが複数のオスと交尾を行う直接的な利益についてである。最後に、日々最も発展している分野であり、メスですらも子どもの父親がだれであるかをコントロールできておらず、その適応的意義は解明されていない間接的な利益について考えていく。まず、メスが複数のオスを交尾により、遺伝的相補性、いわば遺伝子の和合の影響が考えられる(Bishop, Jones, & Noble, 1996; Delph & Havens, 1998)。クシクラゲの研究によると、卵子がまるで精子を選択するかのように機能していることが明らかになった。メスによる隠された選択の可能性が示唆され、細胞レベルでの配偶者選択の議論が沸き起こることになった(Carré, Rouvière, & Sardet, 1991)。スナカナヘビを用いた実験では、DNA-typingを用い、まずメスは複数のオスと交尾をするメスほど繁殖に成功すること、さらに、メスのDNA構成と最も異なっているオスが父親になることが明らかになった。遺伝的に近縁な個体との交尾は避けられる機構が働くことはしばしば見受けられるが(山極, 1994)、それが射精後に起こっていることは新しい発見であった。クサリヘビ、ササゲゾウムシでも同様の研究がなされ、遺伝子構成と精子選択の関係が明らかになっている(Wilson, Tubman, Eady, & Robertson, 1997)。また、イエネズミではMHC(主要組織適合性抗原複合体)が母親と異なる父と交尾をすることにより、この生存能力を高めるといった結果が示されており、その指標は尿中に含まれるにおい物質であるようだ(Potts, Manning, & Wakeland, 1991)。ただし、いまだ和合性のあるMHCと不和合性のMHCの間に生存能力の差があるのかは明らかにされていない。

結論

生殖生物学において、雌雄の共進化が発見され、両性が平等に研究されるようになったのはごく最近のことである。社会的背景も後押しし、これからも両性偏ることのない議論が続けられるだろう。Darwinが始めた行動学から発展し、遺伝子、脳活動を含めた多くの新しい知見が集まりつつある。古典的な研究テーマであるが、常に最新の技術とともに、昆虫から哺乳類まで広い種を対象とした研究がされ続けている。なぜ配偶者選択が起こるのかという疑問を発端にし、現在は“どのようにして”に焦点をあてた働きの詳細が明らかになりつつあるが、環境、適応、形質、行動、遺伝や生存能力の多方面からの解析が必要である。

[引用文献]

- Anderson, M. (1994). *Sexual Selection* Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- Bateman, A. (1948). Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity (Edinb)*, 2(3), 349-368.
- Bauers, K., & Hearn, J. (1994). Patterns of paternity in relation to male social rank in the stump-tailed macaque, *Macaca arctoides*. *Behaviour*, 129(3), 149-176.
- Birkhead, T. (2000). *Promiscuity: an evolutionary history of sperm competition*: Harvard University Press.
- Birkhead, T., & Møller, A. P. (1998). *Sperm competition and sexual selection*: Academic Press.
- Bishop, J. D., Jones, C. S., & Noble, L. R. (1996). Female control of paternity in the internally fertilizing compound ascidian *Diplosoma listerianum*. II. Investigation of male mating success using RAPD markers. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 263(1369), 401-407.
- Carré, D., Rouvière, C., & Sardet, C. (1991). In vitro fertilization in ctenophores: sperm entry, mitosis, and the establishment of bilateral symmetry in *Beroë ovata*. *Developmental biology*, 147(2), 381-391.
- Darwin, C. (1901). *The descent of man and selection in relation to sex* (Vol. 2): Murray.
- Delph, L. F., & Havens, K. (1998). Pollen competition in flowering plants. In T. R. Birkhead & A. Møller (Eds.), *Sperm competition and sexual selection* (Vol. 55, pp. 90): Academic Press.
- Dixon, A., & Martin, R. (2013). *Primate Sexuality: Comparative Studies of the Prosimians, Monkeys, Apes, and Humans*: Oxford Univ Pr.
- Eberhard, W. G. (1996). *Female control: sexual selection by cryptic female choice*: Princeton University Press.
- 榎本, 知郎. (1998). 性・愛・結婚: 霊長類学からのアプローチ: 丸善.
- Gerloff, U., Hartung, B., Fruth, B., Hohmann, G., & Tautz, D. (1999). Intracommunity relationships, dispersal pattern and paternity success in a wild living community of Bonobos (*Pan paniscus*) determined from DNA analysis of faecal samples. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 266(1424), 1189-1195.
- Gray, E. M. (1997). Female red-winged blackbirds accrue material benefits from copulating with extra-pair males. *Animal Behaviour*, 53(3), 625-639.
- 長谷川, 真理子. (2005). クジャクの雄はなぜ美しい?: 紀伊国屋書店.
- Hunter, F., & Davis, L. (1998). Female Adelie penguins acquire nest material from extrapair males after engaging in extrapair copulations. *The Auk*, 115(2), 526-528.
- Jones, A. G., & Avise, J. C. (1997). Polygynandry in the dusky pipefish *Syngnathus floridae* revealed by microsatellite DNA markers. *Evolution*, 1611-1622.
- Jones, A. G., Kvarnemo, C., Moore, G. I., Simmons, L. W., & Avise, J. C. (1998). Microsatellite evidence for monogamy and sex - biased recombination in the Western Australian seahorse *Hippocampus angustus*. *Molecular ecology*, 7(11), 1497-1505.
- Jormalainen, V. (1998). Precopulatory mate guarding in crustaceans: male competitive strategy and intersexual conflict. *Quarterly Review of Biology*, 275-304.
- Kappeler, P. M. (1997). Intrasexual selection in *Mirza coquereli*: evidence for scramble competition polygyny in a solitary primate. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41(2), 115-127.
- Keddy, A. C. (1986). Female mate choice in vervet monkeys (*Cercopithecus aethiops sabaeus*). *American Journal of Primatology*, 10(2), 125-134.
- Kummer, H. (1997). *In quest of the sacred baboon: A scientist's journey*: Princeton University Press.
- Mitani, J. C. (1985). Mating behaviour of male orangutans in the Kutai Game Reserve, Indonesia. *Animal Behaviour*, 33(2), 392-402.
- Møller, A., & Birkhead, T. (1994). The evolution of plumage brightness in birds is related to extrapair paternity. *Evolution*, 1089-1100.
- Nekaris, A., & Bearder, S. K. (2007). The Lorisiform primates of Asia and mainland Africa. In C. Campbell, A. Fuentes, K. Mackinnon & M. Panger (Eds.), *Primates in Perspective*. (pp. 24-45). New York: Oxford University Press.
- Parker, G. (1974). The reproductive behaviour and the nature of sexual selection in *Scatophaga stercoraria*

- L. (Diptera: Scatophagidae). IX. Spatial distribution of fertilization rates and evolution of male search strategy within the reproductive area. *Evolution*, 93-108.
- Penn, D. J. (2002). The scent of genetic compatibility: Sexual selection and the major histocompatibility complex. *Ethology*, 108(1), 1-21.
- Petrie, M., & Williams, A. (1993). Peahens lay more eggs for peacocks with larger trains. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 251(1331), 127-131.
- Potts, W. K., Manning, C. J., & Wakeland, E. K. (1991). Mating patterns in seminatural populations of mice influenced by MHC genotype. *Nature*, 352, 619-621.
- Simmons, L. W. (2001). *Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects*: Princeton University Press.
- Trivers, R. (1972). *Parental investment and sexual selection*. Chicago: Biological Laboratories, Harvard University.
- De Waal, F. (1995). Bonobo sex and society. *Scientific american*, 272(3), 82.
- Wilson, N., Tubman, S. C., Eady, P. E., & Robertson, G. W. (1997). Female genotype affects male success in sperm competition. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 264(1387), 1491-1495.
- 山極, 寿一. (1994). 家族の起源: 父性の登場: 東京大学出版会.
- Zinner, D., Krebs, E., Schrod, A., & Kaumanns, W. (2006). Early sexual maturity in male hamadryas baboons (*Papio hamadryas hamadryas*) and its reproductive implications. *Am J Phys Anthropol*, 129(4), 584-590.